Adansonia, sér. 2, **13** (3) : 255-271, 1973.

GÉOPHYLÉTIQUE FLORALE DES SAPOTACÉES

par A. Aubréville

Il est intéressant d'étudier simultanément les directions de l'évolution chez les fleurs d'une famille aussi répandue dans les pays tropicaux que les Sapotacées et les régions du globe dans lesquelles cette activité évolutive s'est manifestée le plus anciennement et le plus intensément. C'est ce que nous avons appelé la géophylétique de quelques tribus de Sapotacées dans plusieurs notes publiées dans « Adansonia » (**27, 28, 32**). Nous nous proposons ici d'esquisser cette recherche à l'ensemble de la famille. Elle est aujourd'hui suffisamment connue, bien que des unités systématiques soient encore obscures, notamment autour de l'Océan Pacifique occidental, pour qu'il soit possible de l'engager à des fins, pour le moins heuristiques.

Nous constaterons ces faits que des grands types floristiques et phylétiques ayant une valeur tribale dans la classification sont liés assez exactement à leur répartition géographique et à leur origine laurasienne ou gondwanienne, et qu'il existe visiblement encore quelques témoins des anciens centres géographiques de phylétisme. Parmi les 128 genres de Sapotacées que j'ai reconnus précédemment (**13**), on peut distinguer des phylums, les uns très répandus géographiquement et courtement mais abondamment ramifiés, d'autres au contraire très peu branchus et même parfois réduits à des genres isolés dont l'évolution semble suspendue ou plutôt qui ont épuisé leur potentialité évolutive. Tous ont un support géographique précis.

Notre méthode de recherche se propose de découper dans ces 128 genres des groupes naturels, correspondant généralement aux divisions établies par les systématiciens de la famille, mais pas nécessairement, puis d'essayer de distinguer dans chacun de ces groupes, les genres qui paraissent les plus évolués et aussi, surtout, les moins évolués, ceux donc qui se placent à la base des phylums.

Nous avons été amené à cette conviction que l'*évolution chez les fleurs de Sapotacées, allait toujours dans le sens de la simplification* et de l'orthogenèse : réduction du nombre des pièces florales, pétales et surtout étamines, des loges ovulaires, réduction puis ablation des appendices pétalaires, tendance à la diécie, celle-ci assez rare, et enfin tendance à la soudure des pièces dans chaque cycle de l'organisation florale.

La disparition des appendices pétalaires peut se faire par deux pro-

cessus. Ils se réduisent puis disparaissent d'un type plus primitif (*Labramia*) à un type évolué (*Faucherea*). Dans un autre cas ils se développent au contraire au détriment du lobe pétalaire qui se réduit à un fil (*Tieghemella*) puis finalement il y a soudure des appendices et du pétale initial, l'ensemble apparaissant alors comme un nouveau lobe pétalaire (*Nispero*).

Le type le plus simple et aussi le plus banal est la fleur régulière, à 5 sépales imbriqués, une corolle gamopétale à 5 lobes, l'ovaire à 5 loges uniovulées. Cette marche générale vers la simplification, nous amène à suspecter les cas d'espèces et de genres anormaux par rapport aux types les plus communs, c'est-à-dire ayant des pièces florales en nombre anormal, très variable aussi, comme des taxons primitifs dont l'évolution est inachevée.

Certains sont à l'origine de phylums particuliers. Parfois même il est difficile de les rattacher à des groupes de genres stabilisés. Ils paraissent isolés. Ce sont des témoins archaïques de phylums perdus.

Il peut arriver de constater des variations dans le nombre des pièces d'un cycle, par rapport au nombre stable constaté dans le groupe des autres genres affines. Par exemple, le nombre des staminodes est fixe ou nul chez de nombreux genres, c'est le cas commun. Cependant chez certains genres d'un même groupe, certainement naturel par l'existence de nombreux autres caractères communs, le nombre des staminodes pourra varier d'une espèce ou d'une fleur à l'autre, de 0 au chiffre normal. Nous ne les séparerons pas, génériquement parlant, de ce groupe, contrairement à ce que proposait BAEHNI (**21**, **22**). Pour nous il s'agit de cas d'évolution inachevée, vers la disparition totale des staminodes.

L'hétéromérie pose des problèmes complexes de phylogénie. Certains genres n'ont pas atteint leur parfaite stabilité en ce qui concerne le nombre des pièces de chaque division florale. Par exemple, on y comptera 4 ou 5 sépales d'une fleur à l'autre. La moyenne qui découlera de nombreuses analyses, déterminera un nombre 4 ou 5, caractéristique du genre instable en cause. Au contraire — c'est le cas le plus fréquent —, ce nombre sera toujours 4 ou 5, le genre est parfaitement stable quant à ce caractère.

Il existe aussi des cas de genres stables, isolés par leur structure du type normal du groupe auquel ils sembleraient devoir être rattachés. Ce sont d'anciens rameaux courts d'un phylum dont ils se sont détachés, mais dont l'évolution s'est arrêtée. Il y a enfin vraisemblablement des genres tératogènes.

Dans chaque groupe phylétique les caractères qui nous paraissent les plus archaïques sont : le grand nombre des pièces pétalaires, la présence d'appendices pétalaires dorsaux ou latéraux, le grand nombre des étamines, double, triple ou quadruple du nombre des pétales ou indéfini, le grand nombre des loges de l'ovule, en règle générale l'irrégularité et le désordre.

Les caractères des genres les plus évolués sont : la fixité de l'organisation florale conforme à un type déterminé, en nombre de pièces de la corolle, de l'androcée et du gynécée, l'absence d'étamines alternipétales remplacées par des staminodes lesquels parfois disparaissent complètement

ou presque, et enfin la diminution du nombre des ovules qui chez certains genres du type pentamère courant se réduisent à 3, 2 et exceptionnellement 1.

Dans un essai de géophylètique d'une grande famille nous ne pouvons songer à reconstituer des phylums où chacun des 128 genres trouverait sa place probable ou vraisemblable dans une filiation cohérente établie entre le genre le plus archaïque et le genre le plus évolué. Aussi bien notre propos ne consiste, à l'intérieur de grands groupes naturels évidents, qu'à réunir des genres qui, proches les uns des autres, sont, plutôt que des lignées phylétiques dont la continuité serait parfaitement établie, de simples fragments ou des rameaux de ces lignées ou encore marquent simplement des niveaux évolutifs. Parfois aussi lorsque nous rapprochons plusieurs genres dans un groupe phylétique naturel, et qu'il s'agit de genres très individualisés et très distincts les uns des autres, si nous donnons encore à ce groupe le nom de phylum, sans doute conviendrait-il mieux de dire « chaîne phylétique », c'est-à-dire que ces genres appartiennent à des phylums qui furent dans des temps très anciens issus d'une même souche totalement disparue et dont il ne subsiste plus que des chaînons épars.

Pour tenter de retrouver les lignes continues de l'évolution, pour aller plus loin que nous l'avons fait il faudrait probablement mettre en cause d'autres éléments tirés de la cytologie, des pollens et, notamment des graines si caractéristiques de nombreux genres. Mais le sens de l'évolution chez les graines et les pollens n'a — à ma connaissance — fait l'objet d'aucune hypothèse. Nous nous sommes ainsi limités à l'évolution florale.

Nous n'envisageons donc pas de suivre parallèlement l'évolution florale et celle des graines. Rappelons cependant quel grand intérêt tous les botanistes systématiciens des Sapotacées ont attribué aux types de graines pour définir et classer les genres. Nous-mêmes y avons attaché une très grande importance en vue d'établir une classification pratique des genres (13). Il est incontestable qu'il y a pour chaque genre un certain type floral et un certain type de graine. Cependant en vue d'une classification de grands groupes naturels, il m'a semblé préférable de ne pas tenir compte des graines. Il existe, c'est un critère primordial, un type de graine caractéristique de la famille qui devrait permettre aux paléontologistes en possession d'une graine de reconnaître la présence de la famille. Ceci étant reconnu, la considération de l'important genre *Capurodendron* de Madagascar (7) m'a fait quelque peu douter de l'importance fondamentale et prioritaire qu'il convenait d'attribuer aux graines dans une classification phylétique des Sapotacées. Ce genre en effet défini pour chacune de sa vingtaine d'espèces par un type de fleur bien fixé, a des graines parfois très variables d'une espèce à l'autre. Rappelons brièvement que les graines de Sapotacées sont remarquables par leur division externe en deux zones : l'une dite « cicatrice ventrale » correspond à l'insertion de l'ovule sur l'axe de l'ovaire, zone rugueuse grise; l'autre est parfaitement lisse, brune, brillante comme vernissée. Le développement relatif de cette cicatrice ventrale aux dépens de la zone vernissée, sa forme, sont des caractères très généralement génériques.

Revenons donc aux seuls phylums floristiques. Ils se classent en 4 grands

groupes bien fixés en *considération du nombre et de la disposition des sépales :*

1° 2 + 2 sépales, en deux cycles valvaires.

2° 3 + 3 sépales, en deux cycles valvaires.

3° 4 + 4 sépales, en deux cycles valvaires.

4° 5 sépales imbriqués (parfois 4 ou 6), libres ou rarement partiellement soudés à la base.

Le nombre des sépales et leur disposition valvaire ou imbriquée nous ont paru être les caractères les plus stables chez la famille des Sapotacées. Dans un système phylétique de classement leur place est donc en tête.

Je n'ai aperçu que très exceptionnellement à l'intérieur d'un genre des transitions, des passages d'un groupe à un autre. *Shaferodendron*, Manilkarée de l'Amérique centrale du deuxième groupe, a des fleurs hexamères et parfois tétramères. Le genre est mal connu, et faute d'informations suffisantes, il n'est pas possible actuellement de savoir s'il s'agit de variations anormales individuelles ou d'une véritable mutation génétique.

Groupe 1

Le premier groupe est exclusivement indopacifique (Madhucées). Les étamines sont en nombre 2 à 3 fois supérieur à celui des pétales. Certains *Burckella* de Nouvelle-Guinée et *Madhuca* d'Indochine ont jusqu'à 40 étamines. La Nouvelle-Calédonie fait une exception remarquable avec le genre *Leptostylis* à 2 + 2 sépales, mais les étamines (6-8) sont en nombre égal à celui des pétales. Il n'est donc pas une Madhucée. Ce genre unique est hétéromère et hétéromorphe. Le seul genre qui pourrait lui être comparé est le genre polynésien *Nesoluma*, très polymorphe.

Groupe 2

Dans le deuxième groupe, la tribu des Palaquiées est indo-malaise exclusivement. Madhucées et Palaquiées formant ensemble la sous-famille des Madhucoïdées constituent l'élément essentiel et original des Sapotacées indo-pacifiques d'origine laurasienne répandues dans le sud de la Chine, les péninsules indienne et indochinoise, surtout en Indonésie, avec quelques pointes avancées en Mélanésie (Nouvelle-Guinée, I. Fidji, I. Salomon, I. Moluques).

Une grande irrégularité floristique est générale chez les Madhucoïdées du premier et du deuxième groupe. Elles sont incontestablement d'origine laurasienne. On cite une seule espèce de *Palaquium* au nord de l'Australie. La Nouvelle-Guinée, d'origine gondwanienne, et les îles voisines comprennent cependant des espèces de Palaquiées, néanmoins l'incontestable centre de dispersion principal des *Palaquium* et *Madhuca* se place des I. Philippines à Bornéo et à la péninsule malaise. La Nouvelle-Guinée et Fidji paraissent être les centres de *Burckella*. Ce genre pourrait alors appartenir à un phylum gondwanien distinct de celui des Madhucées bien qu'aucune espèce ne soit reconnue en Australie et en Nouvelle-Calédonie voisines. Aucune filiation n'est concevable entre ce groupe laurasien des Madhucoïdées, et les autres groupes gondwaniens africains et américains.

Un groupe très important à calices à 2 verticilles, de 3 + 3 sépales, est celui des Manilkarées. Il est très répandu surtout en Amérique, en Afrique et à Madagascar. Nous l'avons déjà étudié d'un point de vue géophylétique (27). Nous résumons donc. Le genre *Manilkara* est le seul qui parmi les Sapotacées soit pantropical. Son organisation florale est bien définie, 3 + 3 sépales, 6 pétales, 6 étamines, 6 staminodes, ovaire à 6-12 ovules. Les lobes corollins sont munis d'appendices dorsaux, plus ou moins développés. Les staminodes alternipétales sont incontestablement des étamines avortées. Une preuve en est donnée par deux genres monospécifiques très voisins, *Murianthe* aux Antilles et *Muriea* en Afrique orientale, qui ont conservé leurs deux cycles d'étamines, épi- et alternipétales. Ils sont donc à classer parmi les ancêtres directs du genre *Manilkara* dont certains botanistes ne les séparent d'ailleurs pas. On peut observer aussi dans des cas exceptionnels la transformation des staminodes rudimentaires en étamines normales ou dégradées. Outres les genres *Muriea* et *Murianthe*, nous l'avons vue sur un *Sarcosperma* du Vietnam, un *Faucherea* de Madagascar, et sous forme d'anthères avortées chez un *Eberhardtia* du sud de la Chine.

On est tenté de placer dans ce phylum des *Manilkara* le genre *Letestua* de l'Afrique équatoriale. Il est bien une Manilkarée mais d'un type plus primitif puisqu'il a de 12 à 18 pétales munis d'appendices dorsaux, 12-18 étamines, aucun staminode. Ce genre est monospécifique. Nous le considérons comme un fossile vivant chez les Manilkarées, sans descendance.

Le phylum *Manilkara* est ramifié d'une part en Amérique centrale et d'autre part, à Madagascar. En Amérique centrale et aux Antilles les appendices dorsaux des pétales disparaissent plus ou moins chez *Nispero* (*Achras* des auteurs). Au Honduras une mutation locale conduit au genre *Shaferodendron* où les lobes pétalaires se réduisent à des appendices filiformes mais où se distinguent bien les appendices latéraux. La corolle est longuement soudée en un tube, au sommet duquel se trouvent les anthères sessiles; les staminodes ont disparu. Ce genre est encore mal connu de même qu'une autre forme, *Manilkara staminodella*, également de l'Amérique centrale.

A Madagascar le phylum *Manilkara* est marqué, outre *Manilkara*, par le genre *Labramia* peu différent structuralement de *Manilkara*, puis par *Faucherea* chez lequel les appendices pétalaires ont disparu, tandis que les staminodes se réduisent à des écailles. Ces genres se distinguent aussi par leurs graines.

Aux Iles Seychelles nous trouvons des *Northea* (*Northia*) proches des *Labramia*, avec des appendices pétalaires rudimentaires et des graines énormes. Aux Iles Carolines se distingue aussi un *Northiopsis* mal connu, à rapprocher de *Faucherea*.

Le phylum *Manilkara* se dessine ainsi avec 3 branches phylétiques l'une de l'Amérique centrale, l'autre africaine et la troisième, malgache.

Murianthe ↘ *Manilkara* ↗ *Nispero* ↗ *(Manilkara staminodella?)* → *Shaferodendron*

Muriea ↗ *Manilkara* ↘ *Labramia* ↗ *Northea* → *Faucherea* ↘ *Northiopsis?*

Ce groupe phylétique est gondwanien; ses formes les plus primitives se trouvent en Afrique, en Amérique centrale, puis, les plus récentes, également en Amérique centrale. Reste, très isolé géographiquement, le genre *Northiopsis* des îles Carolines.

L'extension actuelle des *Manilkara* est considérable en Amérique, en Afrique et à Madagascar. Une des raisons, sans doute la principale, est que beaucoup d'espèces sont ripicoles ou suivent le littoral des mers ou encore sont transocéaniennes et s'établissent d'île en île, avant de pénétrer les forêts denses de l'intérieur. Ainsi nombre d'entre elles se sont multipliées dans la forêt amazonienne, et dans les forêts denses africaines. D'autres longent les rivages de l'Océan Atlantique, en Amérique et en Afrique, puis ceux de l'Océan Indien. Certaines se sont répandues dans de nombreuses îles océaniennes (Malaisie et Mélanésie), et depuis la péninsule indienne jusqu'à Haïnan donnant naissance à des espèces (formes?) endémiques insulaires : *M. roxburgiana* (Inde), *M. kauki* (Inde, Malaisie), *M. hexandra* (Inde, S. Chine), *M. dissecta* (Nouvelle-Calédonie), *M. udoido* (I. Caroline 5), *M. smithiana* (I. Fidji), *M. celebica* (Célèbes), *M. kanosiensis* (Nouvelle-Guinée, Moluques), *M. samoensis* (Samoa), *M. fasciculata* (Nouvelle-Guinée, Moluques), *M. vitiensis* (Fidji), *M. napali* (Nouvelle-Guinée).

Ces intrusions transocéaniennes et apparemment laurasiennes ne peuvent infirmer l'origine gondwanienne de *Manilkara*, peut-être d'ailleurs polyphylétique.

Un dernier genre reste à placer dans le 2ᵉ groupe, *Labourdonnaisia*, strictement endémique de Madagascar et des Mascareignes. Sa structure est très irrégulière d'une espèce à l'autre et même chez la même espèce. Il compte 10-15 pétales, presque libres, et 11-25 étamines, quelques-unes parfois remplacées par des staminodes. C'est pour nous le cas typique d'une Manilkarée très primitive, qui n'a plus évolué et n'a pas trouvé une organisation définitive.

Groupe 3

Groupe systématique des Mimusopinées, à 4 + 4 sépales valvaires, pétales avec appendices. Typiquement africain et malgache sans aucun représentant américain. Déjà étudié d'un point de vue géophylétique (**28**). Nous résumons donc, 4 genres sont d'un type primitif stabilisé, et se distinguent surtout par les types de leurs graines. Le seul genre *Vitellaria* (Karité) de l'Afrique boréale sèche des savanes boisées et forêts claires a perdu ses appendices pétalaires. Il se place donc au niveau le plus élevé du phylum. Madagascar par le grand nombre des espèces de *Mimusops* semble avoir été un centre de distribution de ce genre. Les Mimusopinées sont malgaches et d'Afrique centrale et orientale. Quelques-unes suivant

les fleuves ont émigré du centre de l'Afrique vers la côte occidentale atlantique où le phylum s'est épanoui avec les trois genres de forêt dense humide, *Tieghemella*, *Autranella*, *Baillonnella* dont les lobes pétalaires se réduisent au profit de leurs appendices latéraux.

Une seule espèce de *Mimusops*, *M. elengi*, est errante dans les régions maritimes indo-pacifiques, en Indo-malaisie et en Mélanésie, jusqu'à Hawaï.

Groupe 4

Pentasépalées. Il est de beaucoup le plus important par le nombre des genres et l'emprise considérable de l'ensemble de leurs aires. Nous avons déjà exposé (**32**, **28**) les principes de sa phylogénie. Rappelons que les phylums « s'élèvent » : depuis la disparition des appendices pétalaires, la soudure plus longue des pétales, donc la longueur relative plus grande du tube de la corolle; la plus grande longueur de la partie soudée des filets des étamines sur le tube corollin; la présence puis l'absence des staminodes alternipétales; la diécie; la réduction du nombre des loges de l'ovaire de 5 à 1.

Quelques rameaux phylétiques courts se caractérisent par la soudure des sépales à leur base, bien marquée chez certains genres africains (*Synsepalum*, *Pachystella*, *Afrosersalisia*), ou par une couronne, soudée en haut du tube de la corolle, formée par la base soudée des étamines et des staminodes. Ce dernier caractère a justifié la séparation du genre *Englerophytum* en Afrique chez qui il est très accusé. C'est une tendance fréquente chez les *Manilkara* de la soudure de la base des filets des étamines et des staminodes; elle n'a pas motivé des divisions génériques, en raison de la difficulté d'établir des limites quantitatives fondées sur ce caractère fluctuant. Mais il est opportun de noter cette tendance phylogénétique.

Les genres de ce 4e groupe sont très nombreux en Amérique, en Afrique et en Nouvelle-Calédonie-Australie. Ils constituent un vaste groupe gondwanien. Il est difficile d'y séparer des phylums et de désigner les archétypes les plus primitifs d'autant plus que l'évolution semble s'être faite en réseau, c'est-à-dire hétérochronologiquement et non linéairement. Dans certains genres elle s'est manifestée par exemple par la disparition des staminodes, caractère évolué, tandis que les filets des anthères demeuraient libres ou presque, caractère primitif; plus rarement l'évolution a modifié parallèlement étamines et staminodes. La réduction du nombre des loges de l'ovaire et des ovules est aussi un palier évolutif terminal vers la simplification. Ce palier est atteint en Amérique chez au moins 8 genres, n'ayant plus que 2 ovules ou même un seul (*Franchetella*, *Eremoluma*, *Diplöon*). Tous ces genres ont des anthères subsessiles, insérées au bord d'un tube corollin relativement long. Nous les considérons comme des aboutissements d'un même phylum ou de plusieurs phylums parallèles. En Afrique ce cas ne se présente pas.

Les genres pentamères réguliers sont nombreux tant en Amérique qu'en

Afrique. Nous en comptons une vingtaine en Amérique, une quinzaine en Afrique, une douzaine en Nouvelle-Calédonie dont certains existent également en Australie, auxquels il faudrait ajouter les genres à 1-2 ovules soit une dizaine en plus en Amérique. Ce groupe pentamère régulier, était donc très répandu au Gondwana. Il me paraît impossible de les rassembler tous en phylums vraisemblables suivant les sens évolutifs que nous avons proposés, il est même difficile de désigner les types les plus anciens. En Afrique, nous suggérerions le genre *Vincentella*, ripicole, très irrégulier, statistiquement pentamère, avec une corolle à lobes persque libres, des étamines à longs filets également libres ou presque, et des staminodes presque libres, aussi longs que les filets des étamines. A partir du schéma de *Vincentella* on peut par réductions et soudures aboutir à tous les autres genres. Dans l'ensemble il apparaît que l'évolution dans ce groupe a plus progressé en Amérique qu'en Afrique.

On remarquera que si l'évolution s'est faite parallèlement en Amérique et en Afrique, il n'y a aucun genre strictement commun à l'Amérique du sud et à l'Afrique, en dépit d'origines vraisemblablement communes. J'ai noté déjà (**13**) qu'un genre africain avait détaché une espèce en Amérique (*Gambeya*) et peut-être, à l'opposé, un *Ecclinusa* en Afrique, mais ces faits demanderaient des vérifications, et s'ils se confirmaient seraient peut-être relativement récents.

En Malaisie peu de genres peuvent être rapprochés du vaste groupe africano-américain. Nous ne citerons que *Fontbrunea* et *Bureavella*, tous deux présents également en Nouvelle-Guinée.

Tous ces genres gondwaniens ne se distinguent systématiquement entre eux que par des caractères morphologiques secondaires des fleurs : bractées à la base du calice; présence, absence ou irrégularité des staminodes; degré de soudure des filets des étamines sur la corolle, sépales soudés ou accrescents, etc., ou encore, forme des fruits et des graines (forme et développement des cicatrices ventrales), présence ou non d'albumen.

En Amérique nous pouvons dégager quelques groupements :

Phylum assez homogène des Poutériées : Fleurs tétramères parfaitement stabilisées. Alors que dans le 4[e] groupe la très grande majorité des fleurs sont pentamères, la tétramérie est caractéristique et constante chez certains genres de Poutériées. En Amérique du sud, on peut relever un véritable groupement phylétique : *Pouteria-Neolabatia-Pseudocladia-Pseudolabatia-Gomphiluma-Sandwithiodoxa-Paralabatia-Chlorolucuma*, tous genres à filets soudés seulement à la base ou vers la base du tube de la corolle. Les ovaires sont à 4 loges, parfois même à 2 loges seulement (*Sandwithiodoxa*, *Pseudocladia* (*P. P.*). Ces deux derniers genres seraient alors suivant notre schéma évolutif, les plus évolués de ce groupe de Poutériées. *Sandwithiodoxa* possède toutefois ce caractère primitif de pétales et d'étamines presque libres.

Il n'existe aucune Poutériée tétramère en Afrique.

En Amérique du sud existe un curieux genre monospécifique, tétra-

mère, stable, *Paramicropholis* qui est très proche du très grand genre pentamère *Micropholis*, et ne s'en distingue que par la tétramérie et de curieux fruits ailés. Il est à noter qu'une autre espèce rapportée avec raison à *Micropholis*, est également à fleurs tétramères, *M. venulosa.* Elle marque ainsi le passage de la pentamérie à la tétramérie dans le genre *Micropholis.*

PHYLUM PAUCI-UNIOVULÉ : Il est possible aussi de grouper en un même phylum très évolué les genres où les ovules ne sont plus que 1-2. Anthères subsessiles : *Paralabatia, Pseudoxythece, Neoxythece, Piresodendron, Podoluma, Eremoluma, Diplöon, Franchetella.*

PHYLUM DES ECCLINUSÉES : *Ecclinusa, Prieurella, Ragala, Micropholis.*

PHYLUM DES CHRYSOPHYLLUM : *Chrysophyllum* (8-10 ovules), *Cynodendron.*

PHYLUM DES NÉMALUMÉES : Il est parallèle en Amérique du sud au phylum africain des Donellées, avec un genre commun *Gambeya*, celui-ci essentiellement africain et malgache. Il comprend les genres *Chloroluma, Nemaluma, Villocuspis.*

PHYLUM DES GLYCOXYLÉES : *Neopometia, Glycoxylon, Pradosia.*

En Afrique nous pouvons également distinguer quelques phylums :

PHYLUM DES DONELLÉES : *Donella, Gambeya, Gambeyobotrys;* Afrique et Madagascar.

PHYLUM DES SYNSÉPALÉES : *Synsepalum, Afrosersalisia, Pachystela.*

PHYLUM DES ENGLEROPHYTÉES : *Neoboivinella, Zeyherella, Pseudoboivinella, Englerophytum.*

La Nouvelle-Calédonie est exceptionnellement riche en Sapotacées (provisoirement 16 genres, 80 espèces) (**23**). Cette flore a des affinités avec la flore australienne; mais à l'exception du genre indo-pacifique très répandu *Planchonella*, elle est largement endémique.

Le genre *Leptostylis* est un genre à 2 + 2 sépales, hétéromère et hétéromorphe qui ne se rapproche d'aucun autre phylum. Peut-être s'agit-il d'un genre tératologique. Rappelons qu'un rapprochement douteux pourrait être fait avec le genre polynésien *Nesoluma.*

Tous les autres genres sont du 4e groupe des fleurs pentamères à 5 sépales imbriqués, le plus souvent régulières, parfois un peu hétéromorphes. Il est possible que *Ochothallus* puisse être dans cette série le plus primitif. Les autres ont des fleurs peu distinctes d'un genre à l'autre, les séparations génériques se fondent principalement sur les types de graines. Il existe donc en Nouvelle-Calédonie un phylum comptant plusieurs genres, proches par ailleurs de genres australiens (**19**) (*Sersalisia, Van Royena, Amorphospermum*), ou même communs (*Bureavella, Rhamnoluma, Pichonia, Niemeyera*). Des rapprochements peuvent aussi être faits avec des genres mélanésiens (*Albertisiella, Burckella*).

Cas de genres à fleurs hétéromères. Nous avons proposé au début de cette note des explications possibles de ces genres. Citons quelques exemples : Fleurs à 4-5 sépales, mais avec des corolles et androcées hétéromères. En Amérique; *Caramuri* (8-10 pétales et étamines, 2 loges), *Radlkoferella* (4 sépales 6-8 pétales et étamines, 6-12 loges), *Richardella* proche du précédent (5 sépales, parfois 6 pétales et étamines), *Cynodendron* parfois hétéromorphe (4-)5(-6) sépales,' 6 loges. En Afrique *Wildemaniodoxa* (5 sépales, 10 pétales et étamines, 10 loges). Des genres à fleurs pentamères mais à nombreux ovules et gros fruits à 8 graines se présentent aussi en Afrique : *Breviea*, *Aubregrinia*. En Nouvelle-Calédonie nous rencontrons *Ochrothallus* pentamère à 7-10 pétales, autant d'étamines, et 5 loges. En Australie, *Krausella* est hexamère et irrégulier (6-8 sépales, 6 pétales, 6 loges). Il est difficile avec les seules informations actuelles, d'intercaler ces espèces à structure anormale, à la base de phylum précis. Un cas particulièrement difficile à interpréter est celui du genre polynésien *Nesoluma* (36), hétéromorphe, connu des I. Touamoutou, des I. Hawaï, de Tahiti. Les sépales sont au nombre de 3 à 5, la moyenne d'après de nombreux comptages (37), est de 4. Les pétales varient de (4-) 8-10 (-12), de même les étamines. L'ovaire est à (2-) 3-5 (-6) loges. Il est impossible de suggérer avec conviction sa filiation avec d'autres genres laurasiens ou gondwaniens indo-pacifiques. Son isolement en plein Océan Pacifique est actuellement inexplicable. Ce genre est à la limite la plus orientale de la famille des Sapotacées.

PHYLUM OU CHAINE PHYLÉTIQUE DES OMPHALOCARPÉES.

Les Omphalocarpées forment un groupe naturel bien caractérisé de l'Afrique occidentale à Madagascar, par les calices à 5(-6) sépales, une corolle à 5-7 pétales, des *faisceaux* de 2-6 étamines épipétales, de larges staminodes et des ovaires parfois à loges très nombreuses. Si les 4 genres de ce groupe gondwanien se rapprochent avec évidence, ils sont eux-mêmes très individualisés. Il s'agit bien d'une chaîne phylétique mais il y a un énorme intervalle structural entre *Omphalocarpum* dont les gros fruits cauliflores contiennent jusqu'à une trentaine de graines aplaties et *Tsebona* malgache à 5 loges et énormes graines dont la cicatrice ventrale recouvre presque toute la surface, à l'exception d'une très étroite plage lisse. On est donc en présence d'une chaîne phylétique gondwanienne des plus primitives et des moins évoluées.

On pourrait rattacher à ce groupe, les *Pycnandra* néocalédoniens, à faisceaux de 2-3 étamines épipétales, et le genre cauliflore monospécifique *Magodendron* de la Nouvelle-Guinée.

PHYLUM DES MIXANDRÉES.

Proches par leur primitivité des Omphalocarpées sont les deux genres indo-malais, *Mixandra* (Himalaya, Birmanie) et *Diploknema* (Indonésie) caractérisés par leurs 10 pétales, les très nombreuses étamines *non groupées en phalanges*, 16-40 (-80), l'absence de staminodes et les ovaires à 5-18 loges.

Groupe donc très irrégulier, très primitif, et laurasien d'origine.

Phylum indochinois du genre Eberhardtia.

Ce genre a la même organisation florale que les *Manilkara* gondwaniens : pétales très réduits, pourvus d'appendices pétalaires, anthères épipétales, mais fleur nettement pentamère. Il s'agit dans l'Asie du sud-est laurasienne d'un genre complètement isolé, non évolué, d'un phylum perdu.

Phylum des Lecomtedoxées et Kantouées.

Il regroupe 5 genres de l'Afrique des forêts denses humides : *Lecomtedoxa, Gluema, Neolemonniera, Inhambanella, Kantou.* Comme le précédent genre *Eberhardtia* tous les cinq ont des structures de manilkarées, avec des pétales à appendices dorsaux, mais les fleurs sont pentamères. En dépit des ressemblances avec *Eberhardtia* il nous paraît plutôt qu'il s'agit de genres témoins paucispécifiques, de relictes à localisation étroite, d'une série gondwanienne strictement africaine.

Phylum laurasien des Buméliées et gondwanien (?) des Sidéroxylées.

Nous lui avons déjà consacré une étude (**32**). Résumons donc. Le genre archaïque *Bumelia*, aux pétales munis d'appendices latéraux, et le genre *Dipholis* très voisin, sont en Amérique à la base d'un phylum dans lequel se place naturellement le genre *Mastichodendron* qui a perdu ses appendices pétalaires. Des fossiles de *Bumelia* pliocène sont signalés en France. Le genre se retrouve en Indochine, avec une espèce dont on ignore encore le fruit (**9**). A l'extrémité orientale de l'aire des *Bumelia*, nous avons ajouté au phylum des Buméliées un genre sino-vietnamien à 2-3 espèces, *Sinosideroxylon*, sans appendices pétalaires. Nous ajouterons encore un genre sino-indochinois de 14 espèces, *Xantolis* (**9**), que nous avions précédemment rapporté aux Planchonellées en raison de la morphologie de la graine.

Amérique	Europe	Inde	Sud-Chine, Indochine
Bumelia → *Mastichodendron* *Dipholis*	*Bumelia* fossile	*Monotheca* (Inde)	*Bumelia* *Sinosideroxylon* *Xantolis*

Monotheca est le cas unique d'une Sapotacée à 5 ovules, dont les cloisons ovariennes se sont résorbées.

Cette chaîne laurasienne est-elle un véritable phylum? Les données manquent, qui permettraient de préciser.

Un autre problème connexe se pose, celui de l'appartenance à cette chaîne des Buméliées, du genre *Sideroxylon* et des deux genres apparem-

ment dérivés, *Spiniluma* éthiopien, *Argania* marocain. J'ai déjà montré (**32**) l'extraordinaire distribution du genre vrai *Sideroxylon* qui, sans intermédiaire, va des îles atlantiques (Madère, Ténérife, Archipel du Cap Vert) à l'Afrique orientale (1-2 espèces, de la côte des Somalis à la côte de la province du Cap en Afrique du Sud), pour s'épanouir largement à Madagascar (6 spp., 3 var.) (**29**) et aux I. Mascareignes (**30, 35**) (Réunion 2 esp., 1 var.; Maurice 4 esp., 2 var.). L'aire des *Sideroxylon* contourne donc l'Afrique par l'est et le nord, sans pénétrer l'intérieur du continent africain, ce qui est un cas extraordinaire.

Sideroxylon genre d'Afrique orientale et surtout malgache peut-il être rattaché à une chaîne laurasienne de Buméliées dont il ne constituerait qu'une dérivation enfoncée profondément vers le sud au Gondwana? Nous hésitons aujourd'hui à l'affirmer, en raison de cette extraordinaire divergence géographique nord-sud.

La conception opposée est tentante d'un phylum à base malgache, donc gondwanien. On pourrait aussi lui adjoindre à Madagascar, le genre endémique à nombreuses espèces, *Capurodendron*. *Sideroxylon* et *Capurodendron* se séparent très nettement par les graines, à cicatrice de la graine basilaire, à embryon horizontal chez le premier, à cicatrice latérale et embryon vertical chez le second. Mais on peut observer des variations chez les graines de ces genres qui diminuent leur différence. *Capurodendron* ainsi que je l'ai fait remarquer est assez extraordinaire parmi les Sapotacées par les variations spécifiques des graines, quelques-unes étant même basiventrales, tandis que d'autre part chez certains *Sideroxylon* des Iles Mascareignes, l'embryon est oblique et non franchement horizontal, ainsi la graine et le fruit deviennent ellipsoïdes allongés et non pas aplatis comme chez les *Sideroxylon s.str.*

CONCLUSIONS

De cette étude nous pouvons extraire quelques conclusions récapitulatives à la géophylétique de la famille des Sapotacées :

A. — CHAINES PHYLÉTIQUES LAURASIENNES.

Les moins développées. L'une d'elle, la première citée, s'étend de l'Amérique centrale et du nord de l'Amérique du Sud, à l'Europe, à l'Asie du sud-est et à l'Indomalaisie.

1° Phylum des Buméliées : Archétypes à appendices pétalaires (*Bumelia, Dipholis*). Fleurs pentamères. Types dérivés : Amérique du Sud (*Mastichodendron*), Indochine (*Xantolis, Sinosideroxylon*).

2° Phylum des Sidéroxylées : Fleurs pentamères, Madagascar, I. Mascareignes, Côte orientale d'Afrique, Iles Atlantiques. Types terminaux possibles : Maroc, *Argania*; Madagascar, *Capurodendron*. Rappelons que ce phylum pourrait être en réalité gondwanien si la radiation s'effectuait du sud (Madagascar), vers le nord.

3° Phylum des Mixandrées : Archétypes à nombreuses étamines. Asie du sud-est et Indonésie.

4° Phylum éteint du genre Eberhardtia : Fleurs pentamères. Archétypes à appendices pétalaires. S. Chine, Vietnam.

5° Phylum des Madhucées : Archétypes irréguliers. Calice à deux verticilles de 2 sépales valvaires, 2 fois ou plus d'étamines que de pétales. Exclusivement indo-pacifique.

6° Phylum des Palaquiées : Calice à 2 verticilles de 3 sépales valvaires. Étamines 2-3 fois autant que de pétales. Fleurs régulières. Indo-malaisie exclusivement (*Palaquium, Aulandra*).

B. — CHAINES PHYLÉTIQUES GONDWANIENNES.

7° Phylum des Manilkarées : Archétypes à appendices pétalaires. Calice à 2 verticilles de 3 sépales valvaires.

— Archétype antillais : *Murianthe*, 2 cycles d'étamines épi- et alternipétales. Phylum américain : *Manilkara, Nispero, Shaferodendron.*

— Archétype sud-africain : *Muriea*. 2 cycles d'étamines épi- et alternipétales. Phylum africain : *Manilkara*; Phylum malgache : *Labramia-Faucherea*; Phylum I. Seychelles : *Northea*; Phylum ? I. Carolines : *Northiopsis.*

— Archétype d'Afrique centrale : *Letestua*. 12-18 pétales et étamines. Peut-être base d'un phylum africain à *Manilkara;* ce genre pourrait alors avoir des origines polyphylétiques.

— Archétype sans appendice pétalaire. Fleurs irrégulières, pétales et étamines nombreux. Madagascar et I. Mascareignes : *Labourdonnaisia*, Phylum court. Peut être relié à *Letestua*?, lequel est plus primitif par ses appendices pétalaires.

8° Phylum des Mimusopées : Archétypes à appendices pétalaires. Calice à 2 verticilles de 4 sépales valvaires. Chaîne d'Afrique centrale et de Madagascar. Type terminal, *Vitellaria* de l'Afrique sèche (sans appendices pétalaires).

9° Phylum des Lecomtedoxées et Kantouées : Afrique. Appendices pétalaires.

10° Phylum des Omphalocarpées : Très primitif. Afrique et Madagascar. Faisceaux d'étamines épipétales parfois très nombreuses. Des staminodes. 4 genres très différenciés de *Omphalocarpum* (Af. W.) à *Tsebona* (Mad.).

11° Phylum des Pentasépalées : Correspondant aux tribus systématiques des Poutériées, Chrysophyllées, Malacanthées (**13**). Fleurs régulières, pentamères ou rarement hexamères et hétéromorphes, évolution marquée en Amérique du Sud vers la tétramérie et l'uni-ou pauciovulie. Phylums

abondamment représentés en Amérique du Sud, Afrique, Madagascar, Nouvelle-Calédonie, exceptionnellement en Malaisie et Mélanésie.

Types phylétiques américains terminaux : corolle à longs tubes et courts lobes, anthères sessiles ou subsessiles ou à très courts filets au sommet du tube. Nombre des ovules souvent réduit à 1-2.

Archétype africain : *Vincentella*. Fleurs irrégulières. Pétales, étamines et staminodes à longs filets, presque libres.

CENTRES D'ORIGINE.

Plusieurs centres d'origine paraissent se dégager, en raison de la présence d'archétypes vivants ou même de fossiles vivants, ou encore par l'abondance des genres attachés à certains phylums (centres de gravité).

— Amérique, Centre des Antilles et d'Amérique centrale : *Murianthe-Nispero*, *Bumelia*.

— Amérique du Sud : Poutériées.

— Afrique centrale : *Letestua*, *Muriea*, *Vincentella*, *Omphalocarpum*, *Lecomtedoxa-Kantou*.

— Madagascar et îles de l'Océan Indien : *Labramia-Faucherea-Northia*, *Labourdonnaisia*, *Sideroxylon-Capurodendron*, *Mimusops*, *Tsebona*, *Donella*.

— Asie du sud-est : *Eberhardtia*, *Mixandra*, Madhucées, Sarcospermées.

— Indomalaisie : Palaquiées-Madhucées.

— Australie-Mélanésie : Pycnandrées, *Leptostylis*.

Il apparaît d'après ce tableau récapitulatif que : 1° les chaînes phylétiques sont extrêmement dispersées dans le monde tropical, 2° les Sapotacées eurent une origine polytopique et peut-être même — quant à certains groupes — polyphylétique. Les chaînes laurasiennes sont peu nombreuses à côté des chaînes gondwaniennes. L'Afrique centrale est un centre nettement plus important que l'Amérique du sud. Seuls se sont développés en Amérique du sud des phylums appartenant au quatrième groupe des pentasépales. En revanche l'évolution dans ce groupe est plus avancée en Amérique qu'en Afrique. Les chaînes phylétiques dans l'ensemble sont beaucoup moins diversifiées en Amérique que dans l'ensemble des autres continents. Il convient de souligner le centre extraordinaire d'évolution que fut vraisemblablement Madagascar.

Une étude des fossiles compléterait ou autoriserait peut-être à modifier certaines conclusions. Malheureusement la paléontologie des Sapotacées n'est pas très étudiée. Nous avons noté des fossiles d'un genre collectif *Sapotites* dans l'Alaska (d'après EMBERGER), ce qui apporterait un argument supplémentaire à notre conception de l'origine crétacée des angiospermes les plus primitives dans une bande tropicale allant de l'Alaska à l'Asie du sud-est et à l'Indomalaisie.

Quel pourrait être l'archétype de ce 4e groupe des pentasépalées commun depuis l'Amérique à la Polynésie à tous les continents détachés de la Pangée? Considérant que les staminodes sont dans ce groupe d'une soixantaine de genres très fréquents et rudimentaires, le plus souvent réduits à de minuscules petits éperons, mais parfois aussi longs que les filets

des étamines, et que ces staminodes sont certainement des étamines avortées, existe-t-il un seul genre vivant où il y aurait 2 cycles d'étamines, l'un épipétale, l'autre alternipétale celui-ci destiné à disparaître plus ou moins rapidement dans le temps? Nous n'en avons pas rencontré. Cependant cet archétype existe dans le 2[e] groupe (*Muriea, Murianthe*). Il n'a pas de correspondant dans le 4[e] groupe. Le genre *Pycnandra* néo-calédonien avec des étamines par groupes de 2 pourrait s'en rapprocher; mais tous ces couples d'étamines sont épipétales. C'est plutôt dans le phylum des Mixandrées (Asie du S.E., Indonésie) que nous pourrions trouver les Sapotacées à 5 sépales, les plus archaïques. Elles ont ces caractères typiques que sont les très nombreuses étamines (jusqu'à 40 et plus) pressées les unes contre les autres et non soudées en phalanges, 8-10 pétales, un ovaire à 10 loges. Peut-être est-ce dans ce groupe très ancien, à l'aspect de fossile vivant, qu'il faudrait voir l'origine des Sapotacées du 4[e] groupe, antérieurement à la séparation de la Laurasie et du Gondwana. Remarquons qu'il est aujourd'hui strictement laurasien, géographiquement limité à l'extrémité de la bande tropicale laurasienne, qui fut dans une position relativement stable dans le mouvement général antécrétacé de la Pangée. C'est un autre argument qui pourrait être utilisé en faveur de l'origine des angiospermes sur la façade Pacifique de l'Asie du sud-est et de son prolongement indomalais, sous les réserves que j'ai déjà développées dans les notes précédentes.

Le genre *Sarcosperma*, des confins de la Chine avec l'Inde, la Birmanie, le Siam et le Vietnam, est considéré tantôt comme une Sapotacée et parfois comme le type d'une petite famille monogénérique proche des Sapotacées. Des caractères très particuliers peuvent justifier cette séparation. Les fleurs sont d'une Sapotacée pentamère qui serait très évoluée, avec un ovaire 1-2 ovulé (**9**).

De cette étude générale retenons enfin cette conclusion d'essence biogéographique et même paléobiogéographique que l'assise des chaînes phylétiques des Sapotacées est nettement continentale, et qu'on retrouve aussi avec vraisemblance leurs bases gondwanienne ou laurasienne. L'absence de fossiles nous empêche de remonter les recherches jusqu'à la Pangée. Cette phylogénèse de la famille montre qu'il existe une unité supérieure gondwanienne allant de l'Amérique du sud à l'Australie et territoires adjacents, au travers de l'Afrique. Cette unité phylétique se divise en trois. L'une américaine, de loin la moins diversifiée, la seconde, africaine, très diversifiée; la troisième, assez bien séparée des deux autres est australienne néo-calédonienne et mélanésienne. Cette dernière observation peut confirmer le fait que si l'Australie fit partie du Gondwana elle n'en fut qu'une branche attachée sans doute à l'Afrique, mais évoluant indépendamment et n'ayant pas de rapport à l'origine avec la Laurasie.

Nous en retirerons une autre conclusion concernant la systématique botanique. Si celle-ci est une science de la classification des plantes qui a ses voies et ses règles propres, ses conclusions qui résultent des analyses comparatives rigoureuses des caractères morphologiques et structuraux des espèces végétales, ces conclusions gagnent à être également comparées à la distribution géographique et si possible paléogéographique des taxons.

Si la distribution des genres et groupements phylétiques génériques a des bases continentales et en deçà, gondwanienne ou laurasienne il faut réfléchir et quelquefois hésiter devant les propositions de certains botanistes qui rapprochent trop facilement des genres et des espèces d'un point du globe à un autre très éloigné, c'est-à-dire parfois arbitrairement. La géobotanique ne s'impose certes pas prioritairement aux systématiciens, mais elle leur suggère la prudence. Ces observations d'ordre général gagneraient évidemment à être étayées par d'autres études géophylétiques telle que celle-ci qui ne concerne qu'une seule famille tropicale. Nous n'oublions certes pas que nous n'avons étudié que la famille des Sapotacées. Puisse au moins cet exemple retenir l'attention des monographes d'autres familles.

AUBRÉVILLE A. — Cette étude étant une synthese de mes diverses publications sur la famille des Sapotacées, je rappelle ici toute la bibliographie de ces publications.

1. — Flore forestière de la Côte d'Ivoire, Sapotacées, vol. 3, 1re éd. (1936), 2e éd. (1959).

2. — Flore forestière soudano-guinéenne. Sapotacées (1956).

3. — Notes sur les Sapotacées de l'Afrique équatoriale. Not. Syst. **16**, 3-4 : 223 (1960).

4. — Flore du Gabon n° 1. Sapotacées (1961).

5. — Notes sur les Sapotacées africaines et sud-américaines (I, Réhabilitation du genre *Inhambanella* (Engl.) Dubard; II, *Austrogambeya* Aubr. et Pellegr. nouveau genre de Sapotacées d'Afrique australe; III, Notes sur les Chrysophyllées américaines). Adansonia, sér. 2, **1**, 1 : 6 (1961).

6. — Notes sur des Poutériées sud-américaines. Adansonia, sér. 2, **1**, **2** : 150 (1961).

7. — *Capurodendron*, genre nouveau de Sapotacées de Madagascar. Adansonia, sér. 2, **2**, **1** : 92 (1962).

8. — Notes sur les Sapotacées de la Nouvelle-Calédonie. Adansonia, sér. 2, **2**, 2 : 172 (1962).

9. — Flore du Cambodge, Laos, Vietnam n° 3. Sapotacées (1963).

10. — Notes sur les Sapotacées (I, Un nouveau genre amazonien *Piresodendron* Aubr. gen. nov.; II, Sapotacées américaines comb. nov; III, *Murianthe* (Baillon) Aubr. genre de Manilkarées des Antilles; IV, Défense des genres *Achras* L., *Labramia* A. DC., *Faucherea* H. Lecomte; V, Les vicissitudes du genre *Sideroxylon* L. et les curiosités de sa distribution dans le monde; VI, Espèces camerounaises nouvelles; VII, *Vitellariopsis* (Baill.) Dubard, genre de Mimusopées d'Afrique orientale et australe). Adansonia, sér. 2, **3**, 1 : 19 (19693).

11. — Notes sur les Poutériées océaniennes (Sapotacées). Adansonia, sér. 2, **3**, 3 : 327 (1963).

12. — Deux genres indo-malais de Pierre, *Mixandra* et *Diploknema*. Adansonia, sér. 2, **3**, 3 : 336 (1963).

13. — Sapotacées. Adansonia mémoire n° 1 (1964).

14. — Flore du Cameroun n° 2. Sapotacées (1964).

15. — Système de classification des Sapotacées. — Validation du genre *Albertisiella* Pierre. Adansonia, sér. 2, **4**, 1 : 38 (1964).

16. — Notes sur les Sapotacées II (*Chloroluma*, *Neoxythece* comb. nov.). Adansonia, sér. 2, **4**, **2** : 228 (1964).

17. — Notes sur les Sapotacées III (I, les genres américains *Ragala* et *Prieurella*; II, un nouveau *Manilkara* centrafricain; III, les Labramia malgaches; IV, la part malgache dans la distribution mondiale du genre *Mimusops*; V, *Pachystela*

koechlinii espèce nouvelle du Congo Brazzaville). Adansonia, sér. 2, **4**, 3 : 367 (1964).

18. — Notes sur les Sapotacées australiennes. Adansonia, sér. 2, **5**, 1 : 21 (1965).

19. — Les Sapotacées péruviennes de la collection WURDACK. Adansonia, sér. 2, **5**, 2 : 197 (1965).

20. — Un nouveau système de classification des Sapotacées de Baehni. Adansonia, sér. 2, **6**, 2 : 189 (1966).

21. — Notes sur les Sapotacées IV (I, à propos de genres nouveaux ou amendés par BAEHNI; II, une espèce antillaise de RICHARD oubliée; III, Les Sapotacées de la Nouvelle-Calédonie). Adansonia, sér. 2, **6**, 3 : 319 (1966).

22. — Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances n° 1. Sapotacées (1967).

23. — Une nouvelle Sapotacée gabonaise : *Englerophytum somiferanum* Aubr. Adansonia, sér. 2, **7**, 1 : 23 (1967).

24. — Contribution à l'étude des Sapotacées de la Guyane française. Adansonia, sér. 2, **7**, 4 : 465 (1967); Adansonia, sér. 2, **11**, 2 : 297 (1971).

25. — Les Manilkarées de Madagascar. Adansonia, sér. 2, **11**, 2 : 267 (1971).

26. — Essai sur la géophylétique et l'écophylétisme des Sapotacées. Adansonia, sér. 2, **11**, 2 : 251 (1971).

27. — Essais de géophylétique des Sapotacées II (La tribu des Mimusopées; de *Gambeya* à *Villocuspis*, *Cynodendron*, *Chrysophyllum*; sur un caractère générique méconnu de valeur taxonomique et phylétique). Adansonia, sér. 2, **11**, 3 : 425 **11** (1971).

28. — Étude phytogéographique de la famille des Sapotacées malgaches dans le cadre géographique africain. Adansonia, sér. 2, **12**, 1 : 55 (1972).

29. — Les Sapotacées de l'Ile de la Réunion. Adansonia, sér. 2, **12**, 3 : 337 (1972).

30. — *Gambeyobotrys*, genre nouveau de Sapotacées. Adansonia, sér. 2, **12** 2; 187 (1972).

31. — Géophylétique des Buméliées et Sidéroxylées. Adansonia, sér. 2, **12** 2 : 181 (1972).

32. — Un genre nouveau de Sapotacées rare en Afrique équatoriale, *Tulestea* Aubr. et Pellegr. Adansonia, sér. 2, **12**, 2 : 191 (1972).

33. — Bot. of the Guayana Highland. *Sapotaceae*. Mem. New-York Bot. Garden, **23**, part. 9 (1972).

34. — Les Sapotacées de l'Ile Maurice. Adansonia, sér. 2, **13**, 2 : 135-143 (1973).

35. — Flore de Madagascar. Sapotacées (sous presse).

H. J. LAM et B. J. D. MEEUSE. — Mon. Genus *Nesoluma*. Papers of Bernice P. Bishop Mus. Honolulu. Hawai (1938).

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum - PARIS.